

Natürliche Auslese bei der Rötelmaus

Clethrionomys gl. glareolus Schr.

Von Georg H. W. Stein (Berlin).

(Aus der Säugetierabteilung des Zoologischen Museums der Humboldt-Universität Berlin)

1. Problemstellung.

Zu beherrschender Geltung gelangt war der Selektionsgedanke bereits als reine Theorie, als abstraktes biologisches Prinzip. Genügend experimentelle Untersuchungen haben ihm längst auch die sichere wissenschaftliche Grundlage gegeben, und so unanfechtbar gehört die Selektion jetzt zum festen Fundamente der gesamten Biologie, daß Meinungsverschiedenheiten nur noch über ihren Wirkungsbereich im Evolutionsgeschehen bestehen.

Wer es heute also unternimmt, Auslesevorgänge aufzuzeigen, könnte leicht offene Türen einrennen, und das um so eher, wenn es sich um so einfache Dinge handelt, wie sie hier vorgelegt werden sollen, nämlich um die intraspezifische Selektion der Körpergröße innerhalb der niedrigsten systematischen Einheit, der Population.

Aber um einen experimentellen Nachweis dieser Art — dessen es auch kaum mehr bedürfte — geht es uns nicht, vielmehr um „natural selection“. Und gegen die Realität dieser Auslese in der Natur hat man eingewandt, und wenigstens formal nicht mit Unrecht, sie ermangele der sinnlichen Wahrnehmung. In der Tat begegnen wir ihren Auswirkungen draußen zwar allerorten, ihr Walten selbst verläuft jedoch ganz unauffällig, weil gemeinhin in kleinsten Maßstäben und so langsamen Schrittes, daß es uns verborgen bleibt. Zu spät kommt hier gewöhnlich der Mensch, sieht, was sich vollzogen haben sollte und schließt, gebannt von ihrer „scheinbar zwingenden Logik“ (Remane) auf Selektion. Für einen Einblick in Auslesevorgänge selbst wäre eine Kenntnis des Zustandes vor und auch nach dem Eintritte des Ereignisses unumgänglich, und da sich nicht voraussehen läßt, wo, wann und ebensowenig bei welchen Organismen Selektion sich etwa vollziehen wollte, gleiche die planmäßige Suche danach einem Blindkuh-Spiele. Nur der Zufall vermöchte Material zusammenzufügen, das auch das Vorher mit umfaßte. Einem solchen Zufalle sind nun die beiden Serien von *Clethrionomys glareolus* zu danken, die natürliche Auslesevorgänge vor Augen führen: Für ganz anders gerichtete Untersuchungen war Anfang 1955 auch eine Serie von Rötelmäusen gesammelt worden. Eine Parallelreihe des Jahres 1956 zeigte schon in ihren Anfängen auffällige Abweichungen in vermindertem Anteile der leichtesten, kleinsten und — wie sich später ergab — auch der jüngsten Tiere. Es handelt sich um eine Einschränkung der Bestandsdichte,

und der Nachweis, daß sie nicht wahllos vor sich geht, sondern nur eine bestimmte Größen-, Gewichts- und Altersgruppe — was im Prinzip dasselbe ist — betroffen wird, ist die Aufgabe dieser Arbeit.

2. Material und Methodik.

Aus der Zeit zwischen dem 1. 1. und 1. 5. liegen für 1955 274 und für 1956 445, zusammen 719 selbstgesammelte Stücke aus der Umgebung von Fürstenwalde bei Berlin vor. Sie sind optimalen Rötelmausbiotopen entnommen worden, das sind feuchte, lichtere Laubmischwälder vom Erlen-, Birken- (Eichen-)Typ mit reichlichem Unterholz von Holunder (*Sambucus nigra*), Faulbaum (*Rhamnus frangula*), Hartriegel (*Cornus sanguinea*), Haselnuß (*Corylus avellana*) und eingesprengten Hecken von Himbeere (*Rubus idaeus*) und Brombeere (*Rubus spec.*). Auch einige Mischwaldränder ähnlichen Charakters sind abgesammelt worden. Die Tiere beider Jahre stammen überwiegend aus einunddenselben Lebensräumen, nach Zeit und Herkunft besteht also gute Übereinstimmung. Angewandt wurde das Verfahren der Fangreihen (trap-lines) mit einem annähernd festen Abstände von 10 m je Falle. So läßt sich eine Bestimmung der Bestandsdichte ableiten. Genügend großes Material gleicht Zufallsschwankungen der Einzelergebnisse aus und erlaubt eine statistische Behandlung. Angegeben werden stets Fanganteile in Prozenten (Anzahl der gefangenen Rötelmäuse $\times 100$ / Fallenzahl).

Analysiert sind die Serien nach Unterschieden in Körpergröße und Lebensalter. Als Maßstab für Körpergröße dienen die Gewichte und die Schädel-längen (Condylbasallängen). Wintergewichte sind recht einheitlich und als Maßstab für Körpergröße brauchbar. Bei den Durchrechnungen der Gewichte und Schädel-längen darf Übereinstimmung in den Anzahlen nicht erwartet werden. Angefressene Stücke, deren Gewichte nicht benutzbar sind, decken sich nicht mit denen, deren Schädel, weil von den Fallen zerschlagen, aus- geschieden werden mußten.

Für eine Einsicht in den Aufbau einer Population ist die Kenntnis ihrer Alterszusammensetzung unentbehrlich. Glücklicherweise ist gerade hierin bei der Rötelmaus eine sichere Basis vorhanden. Anders als bei den meisten Microtinen behält sie nicht zeitlebens offene Zähne, sondern bildet mit dem Alter Wurzeln aus, deren Längenzuwachs eine hinlänglich sichere Alterszuordnung gestattet (Zimmermann 1937 und 1950, Prychodko 1951, Wasilewski 1952, Koskina 1955). Zugrundegelegt wird hier die von Wasilewski getroffene Einteilung (M_1):

| | | |
|--------|-----|--------------------------------|
| Gruppe | I | Molaren noch wurzellos |
| „ | II | M_1 mit Wurzeln bis 0,3 mm |
| „ | III | M_1 mit Wurzeln bis 0,9 mm |
| „ | IV | Länge der Wurzeln 1,0—1,5 mm |
| „ | V | Länge der Wurzeln über 1,5 mm. |

Zwei Stück aus dem Gesamtmaterial können nach der Molarenbewurzelung von vornherein von der weiteren Behandlung ausgeschieden werden, zuerst 1 ♀ vom 18. 1. 56, das schon mit seinem überhohen Gewicht von 27 g aus der Variationsbreite herausfällt und zur Altersgruppe V gehört. Es ist das einzige Stück im zweiten Winter seines Lebens und bestätigt wieder, daß kleine Wühlmäuse nur in Ausnahmefällen älter als ein Jahr werden. Das Tier hat ein Mindestalter von 16 Monaten erreicht. Der Anteil dieser Altersgruppe in meinem Material ($n = 719$, Jan.—April) beträgt 0,14 %. Das zweite ausgesonderte Stück, ♀ vom 1. 4. 55, hat wurzellose Molaren und trägt noch das Jugendkleid, entstammt demnach einem Winterwurf. Wintervermehrung ist für *Clethrionomys* in Deutschland nahezu unbekannt. Die übrigen 717 Rötelmäuse sind sämtlich Jungtiere aus dem Vorjahre, Lebensalter zwischen 4 und 11 Monate.

3. Zur Variabilität der Schädelgröße bei *Clethrionomys gl. glareolus*.

Auch in den neuesten Zusammenstellungen wird die Schädellänge unserer Unterart, immer noch fußend auf Miller (1912), einhellig mit 24,6 mm max. angegeben. Zum Teil ist das richtig, zum Teile falsch. Es gibt Jahre, für die die alte Angabe stimmt, die Schädel also keine höheren Maße haben und Jahre, in denen sie größer sind mit dazu erheblichem Anteil solcher höheren Werte. Der ersten Gruppe ist offenbar die Reihe von 542 Rötelmäusen aus dem Urwalde von Bialowies (1946—1948) zuzurechnen (Wasilewski 1952), unter denen ein einziges Exemplar über 24,6 mm (24,9) auftritt. Das Ausmaß der zeitlichen Schwankungen der Variabilität der Schädellängen demonstrieren zwei Serien meiner Sammlung, die aus einunddemselben Lebensraum, jedoch aus verschiedenen Jahren stammen. Biotop: Isolierte Brombeerhecke in von Unterholz sonst freiem Kiefernhochwald; Zu- und Abwanderung aufs stärkste eingeschränkt.

| Fundort Zeit | Condylbasallängen, Endwerte | | | | | | | | | | | | | | | Bemerkungen | |
|---|-----------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|------|---|---|---|---|---|-------------|--|
| | 24.1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 25.0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | | n |
| Ahrensdorf Kr. Fürsten- walde Mai bis Juli 1951 | 1 | 1 | 1 | 3 | 2 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 49 | Serie zum größten Teile aus größten; d. h. Vorjahrstie- ren bestehend |
| Ahrensdorf Kr. Fürsten- walde Juni 1954 | 1 | - | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | 3 | - | - | - | - | 1 | 62 | Gesamtmaterial, d. h. einschließ- lich der Jungtiere |

Tab. 1: Zeitliche Größenschwankungen der Schädellänge bei der Rötelmaus.

Auswahl und Umfang beider Reihen lassen die Unterschiede in der Variationsbreite als gesichert erscheinen. Die Rötelmaus gehört damit zu jenen

kleinen Säugetieren, für die in den letzten Jahren die auffällige Erscheinung der zeitlichen Größenschwankungen nachgewiesen wurde: Maulwurf, *Talpa europaea* (Stein 1951), Erdmaus, *Microtus agrestis* (Chitty 1952), Feldmaus, *Microtus arvalis* (Zimmermann 1955). Für die letzten beiden Arten sind die Zusammenhänge mit der Bestandsdichte erwiesen.

4. Dynamik der Bestandsdichte der Rötelmäuse 1955 und 1956.

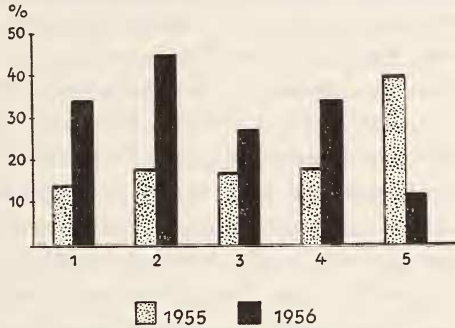


Abb. 1: Bestandsschwankungen der Rötelmäuse einundderselben Lebensräume in zwei aufeinanderfolgenden Jahren.

In vier Lebensräumen (1—4) haben sich, bei schon hoher Konzentration im ersten Jahre, die Bestände weiter erhöht, zum Teil verdoppelt. Das sagen auch die Gesamtergebnisse beider Fangperioden aus:

| Zeitabschnitt | Anzahl der Fallen | Anzahl der gefangenen <i>Clethrionomys</i> | Anteil in Fangprozenten |
|-------------------|-------------------|--|-------------------------|
| Januar—April 1955 | 1927 | 274 | 14,22 |
| Januar—April 1956 | 2087 | 445 | 21,32 |

Die Differenz der Prozentwerte ist statistisch real. Diese Bevölkerungszunahme ist die Basis unserer weiteren Betrachtungen.

Die Zahlen aus dem letzten Lebensraum (Abb. 1, 5) stellen diesen Befund allerdings auf den Kopf. Höchste Bestandsdichte wurde dort bereits 1955 registriert, und sehr bezeichnend wurden damals in diesem Mischwalde auch die ersten leichten Schäden an Rindenfraß beobachtet. 1956 war die Bestandsdichte auf ein Minimum abgesunken, und das Rötelmausrevier bot im Januar einen ungewöhnlichen Anblick: Schon von weitem leuchteten die Wipfel der Holunderbüsche wie beschneit aus dem Walde heraus. Jüngere Schößlinge standen gleich weißen Stäben da, Oberschenkelstarke Stämme waren an ihrem Fuße der dicken Borke bis auf den Splint entkleidet und mit hohen Wällen von Spänchen eingefaßt. Faulbaum zeigte ebenfalls Schäden, jedoch in geringem Umfang; vom Hartriegel war junges, rotrindiges Holz heilgeblieben, altes bis in die Spitzen der Zweige hinein benagt. Der

Wipfel einer vom Sturme gebrochenen Pappel (*Populus tremulus*) lag total entrindet am Boden. Dünne Zweige der verschiedenen Holzarten waren vollständig abgeissen, und ihre säuberlich benagten Reste lagen nun in Häufchen unter irgendwelcher Deckung. Und alles war das Werk kleiner Nagetiere, der Rötelmäuse, denn in Fallen, an die angegangenen Bäume gestellt, fing sich kaum anderes als diese Art! Auch in geographisch weiterem Rahmen sind 1956 solche katastrophalen Fraßschäden vorgekommen. H. Stubbe hat sie in einem Laubmischwalde bei Gatersleben gesehen, H. Weber (Serahn) wurden sie vom Darß und von Hiddensee berichtet. Einheitlichkeit zeigt sich jedoch schon in meinem Untersuchungsgebiet keineswegs. Es gibt auch Lebensräume, in denen das Unterholz überhaupt nicht gelitten hat. Überall sind nun die Beziehungen zwischen Fraßschäden und Individuenzahl dieselben: Je umfangreicher jene, um so geringer die Anzahl der gefangenen Rötelmäuse. So betrug ihr Anteil in Fangprozenten in drei Lebensräumen, in denen das Unterholz aufs schwerste beschädigt war, Ende März 1956 nur noch 5,5 gegenüber dem Durchschnittssatze von 21,3. Es müssen erhebliche Mengen von Tieren an diesen Verwüstungen beteiligt gewesen sein, und nach der Frische der Fraßstellen und Spänchen zu urteilen, waren sie bis vor kurzem noch tätig. Da Abwanderung, etwa in Felder und Wiesen, woran immerhin gedacht werden könnte, bei den streng an Gebüsch und Baumwuchs gebundenen Rötelmäusen gänzlich entfällt, bleibt nur der Schluß übrig, sie sind zugrundegegangen.

In einem Mischwalde, dessen Größe (0,75 km²) eine Beeinflussung der Ergebnisse durch wiederholten Fallenfang ausscheidet, ließ sich die Dynamik verfolgen:

| Fangtermin | Anzahl der Fallen | Anzahl der gefangenen <i>Clethrionomys</i> | % |
|-----------------------------|-------------------|--|------|
| Januar—Anfang März 1956 | 337 | 114 | 33,8 |
| Ende März — Ende April 1956 | 380 | 30 | 7,9 |

Die Differenz der Prozentzahlen ist signifikant. Etwa Dreiviertel der gesamten Bevölkerung ist hier umgekommen! Solche Verluste erscheinen für normale winterliche Bestandsrückgänge zu hoch und sind eher als Zusammenbruch der Population anzusehen. Herauszustellen ist dabei, daß sich dieser Vorgang nicht während der Belastungen durch den schweren Kälteeinbruch dieses Winters und seine Folgen, die Schneeschmelze mit langanhaltendem Wasserstau, vollzogen hat, sondern erst danach, in den Wochen des milden Vorfrühlings. Und vor Eintritt der hochwinterlichen Witterung war der Zusammenbruch im Tempelberger Forst (Abb. 1, 5) erfolgt (Jan. 56 nur

noch 11,1 Fangprozente). Beide Zusammenbrüche sind also wetterunabhängig vor sich gegangen.

Die bisher gewonnenen Ergebnisse lassen sich so zusammenfassen: Die Fortpflanzungsperiode 1955 hat die vorher schon erheblichen Dichtekonzentrationen der Rötelmäuse weiter kumuliert. In den Wintermonaten 1955/56 trat ein Zusammenbruch ein, der sich dadurch charakterisiert, daß er 1. zwar enorme Bevölkerungsrückgänge zur Folge hatte, indessen durchaus nicht alle Populationen erfaßte, 2. sich bei den betroffenen zu verschiedener Zeit vollzog, und 3. in den beobachteten Fällen wetterunabhängig verlaufen ist.

Noch im April waren vier Rötelmausbevolkerungen in ihren Beständen wenig angetastet (310 Fallen, 92 *Clethrionomys* = 29,7 %), und sehr bezeichnend trat Rindenfraß in allen kaum auf. Es will nun nicht einleuchten, weshalb die Tiere hier die Rinde wenig beachtet haben, wo sie sie doch nach den Angaben in der Literatur mit Vorliebe fressen sollen; wie es gerade von dieser Vorstellung aus auch unverständlich bleibt, daß es Jahre ganz ohne Fraßschäden gibt. Hohe Bestandsdichte und Rindenfraß gehören zusammen, er ist weit mehr das Kennzeichen für einen Notstand der Populationen als Ausdruck normalen Bedürfnisses. In Revieren mit ausgedehnten Verwüstungen fällt nun auf, daß die Wipfel der Sträucher (bis nahezu 4 m Höhe) auch dann erklettert wurden, wenn in den unteren Bezirken die Rinde wenig angegangen war. Und bis zu 10 m über deckungsloses Gelände sind die Rötelmäuse gelaufen, um zu einzeln noch im Kiefernhochwalde stehenden Büschen zu gelangen, für so schüchterne Geschöpfe wie kleine Wühlmäuse ein ungewöhnliches Verhalten! Die Wälle von Spänchen, die starke Holunderstämme am Fuße umgaben, zeigten deutlich eingetretene Ringbahnen, die nur von Jagereien herrühren konnten. Offenbar haben die Tiere sich hier den Zugang streitig gemacht. Es kann nur Wettbewerb um Nahrung sein, der all diesen Erscheinungen zugrundeliegt, struggle for existence, aus dem dann Selektion resultieren mußte, und diesen Grundgedanken Darwins in seiner einfachsten Konzeption wollen uns die Rötelmäuse demonstrieren.

Für unsere Auffassung, Nahrungsmangel, hervorgerufen durch Übervölkerung, sei der entscheidende Faktor des Zusammenbruches, spricht weiter, daß im Winter 1955 unter 274 gefangenen Rötelmäusen nur 12 (= 4,4 %) von Artgenossen angefressene sich vorfanden, 1956, bei höchster Bestandsdichte, dagegen 44 von 402 (= 11,1 %), und die waren zum Teil soweit verzehrt worden, daß ein Häufchen Haare, der Schwanz oder ein Fuß hinreichen mußten, die Art zu erkennen.

Auch für verwandte Formen, *Microtus agrestis* und *Microtus arvalis*, ist es bekannt, daß ernste Fraßschäden an Holzgewächsen erst bei hoher Bestandsdichte auftreten. Sogar für *Microtus oeconomus* ließ sich das im Frühjahr 1956 verzeichnen: In einem eiszeitlichen Feldtümpel siedelten die Tiere so dicht, daß alles frische Gras abgefressen war, dazu das erste Grün der

Wasserpflanzen, zu dem sie nur schwimmend hatten gelangen können. Und hier fanden sich die starken Stämme niederliegender Weiden (*Salix spec.*) ebenfalls angenagt.

5. Die Variabilität der Gewichte 1955 und 1956.

Im Juni, auf dem Höhepunkt ihres Lebens, erreichen vorjährige Rötelmausmännchen Gewichte bis zu 34 g, die Steigerung bei Weibchen bis 37 g ist auf Gravidität und Laktation zurückzuführen. Die Variationsbreite der Wintertiere ist eingeschränkt (mit Mittelwerten um 18 g für beide Geschlechter) und überschreitet 25 g nur in Ausnahmefällen. Gegen das Frühjahr hin verschieben sich die Kurven der Geschlechter, die Männchen eilen voraus, und das macht eine getrennte Behandlung nötig. Tab. 2 bringt eine Zusammenstellung der Männchengewichte beider Jahre (in Klammern die Prozentwerte):

| Gewichtsklassen in g | 12—14 | 15—17 | 18—20 | 21—23 | 24—26 | 27—29 | n | M | m |
|------------------------------|-----------|------------|------------|------------|------------|----------|-----|-------|---------|
| ♂♂ 1955, Januar bis April | 11 (8) | 48 (32) | 40 (26) | 28 (18) | 16 (12) | 6 (4) | 149 | 19,16 | ± 0,097 |
| ♂♂ 1956, Januar bis April | 1 (1) | 31 (14) | 96 (45) | 61 (29) | 20 (10) | 3 (1) | 219 | 20,09 | ± 0,176 |

Tab. 2: Variabilität der Gewichte männlicher Rötelmäuse in 2 aufeinanderfolgenden Jahren.

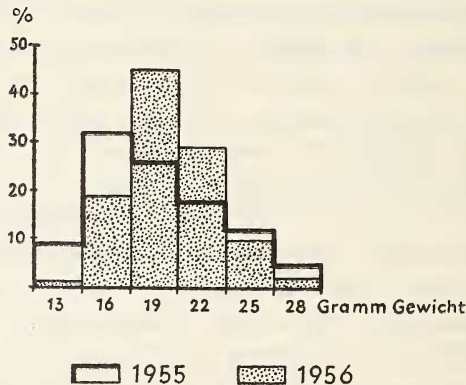


Abb. 2: Häufigkeitsverteilung der Gewichte männlicher Rötelmäuse in zwei aufeinanderfolgenden Jahren.

1956 sind die niedrigsten Gewichtsklassen stark vermindert, weiter haben sich die Mittelwerte von 19,16 g auf 20,09 g verschoben. Diese Unterschiede sind signifikant. 1956 sind die Rötelmausmännchen also im Mittel schwerer geworden, und das bei höchster Bestandsdichte, also verschärfter Nahrungskonkurrenz und für den Anteil der zuletzt gefangenen Tiere (von Mitte Februar ab) unter den erschwerenden Bedingungen des harten Winters.

Finden sich 1955 Gewichte bis 15 g noch bei 22 Tieren unter 149 = 14,8 %, so ist deren Anteil 1956 auf 2,4 % (5 von 212) gesunken.

Für die Analyse der Gewichte der Weibchen muß das Aprilmaterial ausgeschieden werden. Unterschiedliche Intensität des Fortpflanzungsbeginns beider Jahre macht sich dann störend bemerkbar. Die Sexualperiode setzte zwar in ihrem Zeitpunkt gleichmäßig ein, jedoch mit wesentlichen Abweichungen in der Beteiligung der Tiere:

1955 34 ♀♀ davon 15 gravid = 44 %

1956 25 ♀♀ davon 3 gravid = 12 %

Der durch die Trächtigkeit verursachte steile Gewichtsanstieg verwischt bei der auch relativ höheren Zahl der ♀♀ im Jahre 1955 die realen Gewichtsunterschiede in beiden Jahren.

| Gewichtsklassen in g | 12—14 | 15—17 | 18—20 | 21—23 | 24—26 | n | M | m |
|-----------------------------|----------|------------|------------|-----------|----------|-----|-------|---------|
| ♀♀ 1955, Januar bis März | 6 (9) | 32 (51) | 22 (35) | 3 (5) | — | 63 | 17,05 | ± 0,270 |
| ♀♀ 1956, Januar bis März | 1 (1) | 44 (34) | 72 (54) | 12 (9) | 2 (2) | 131 | 18,31 | ± 0,165 |

Tab. 3: Variabilität der Gewichte weiblicher Rötelmäuse in 2 aufeinanderfolgenden Jahren (Wintertiere).

Auch hier liegen die Differenzen der Mittelwerte außerhalb des Zufallsbereiches.

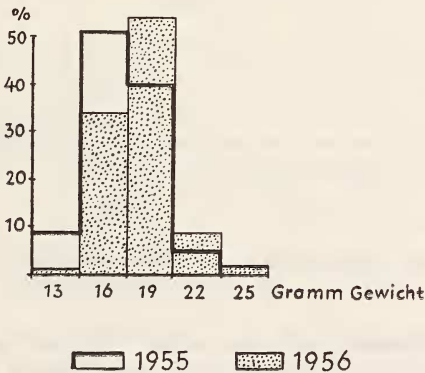


Abb. 3: Häufigkeitsverteilung der Gewichte weiblicher Rötelmäuse in zwei aufeinanderfolgenden Jahren (Wintertiere).

Abb. 3 bringt die Variationspolygone der Gewichte der Weibchen beider Jahre. Sie gleichen durchaus denen der Männchen. Wieder zeigen sich die Abweichungen in den Klassen der leichtesten Tiere. So sind 1955 in den Gruppen bis 15 g 20 von 63 vorhanden (= 31,7 %), 1956 dagegen von 131 nur 4 (= 3,1 %).

6. Die Schädel­längen.

| Schädel­längen in mm | 21.0— 21.2 | 21.3— 21.5 | 21.6— 21.8 | 21.9— 22.1 | 22.2— 22.4 | 22.5— 22.7 | 22.8— 23.0 | 23.1— 23.3 |
|--------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| ♂♂♀♀ Jan.— April 1955 | 1 (1) | 1 | 6 (3) | 21 (10) | 31 (15) | 41 (20) | 42 (21) | 27 (13) |
| ♂♂♀♀ Jan.— April 1956 | — | 1 (1) | 3 | 6 (2) | 31 (9) | 49 (14) | 67 (20) | 70 (21) |

| Schädel­längen in mm | 23.4— 23.6 | 23.7— 23.9 | 24.0— 24.2 | 24.3— 24.5 | 24.6— 24.8 | n | M | m |
|--------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------------|-------|---------|
| ♂♂♀♀ Jan.— April 1955 | 16 (8) | 12 (6) | 5 (2) | 1 (1) | 2 | 206 (100) | 22,79 | ± 0,044 |
| ♂♂♀♀ Jan.— April 1956 | 47 (14) | 36 (10) | 17 (5) | 9 (3) | 2 (1) | 338 (100) | 23,12 | ± 0,043 |

Tab. 4: Variabilität der Schädel­längen von 544 Rötelmäusen (♂♂ + ♀♀) in 2 Jahren verschiedener Siedlungsdichte.

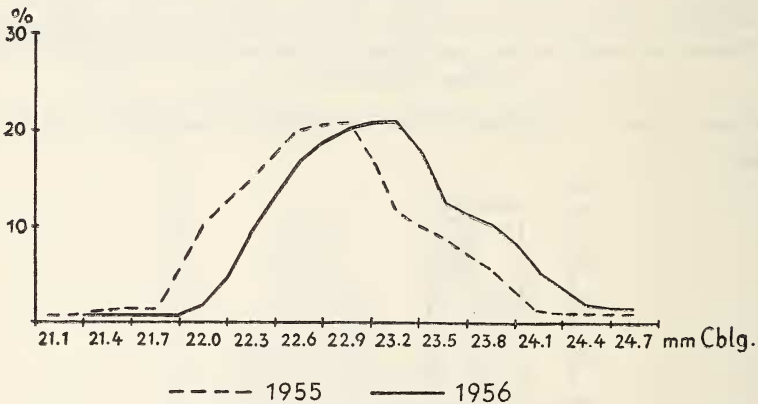


Abb. 4: Variabilität der Schädel­längen von 544 Rötelmäusen (♂♂ + ♀♀) in zwei Jahren unterschiedlicher Siedlungsdichte.

Die gleiche Verschiebung nach den hohen Extremwerten hin wie bei den Gewichten weisen auch die Schädel­längen auf. Kleinste Schädel treten 1956 in verminderter Anzahl auf, und die Mittelwerte sind von 22,79 mm auf 23,12 mm angestiegen. Die Differenzen sind statistisch real, auch die Schädel der Rötelmäuse sind also im Durchschnitt größer geworden.

Für eine Einzelpopulation (Tempelberger Forst, Abb. 1, 5), die uns weiter unten wieder beschäftigen wird, seien diese Vorgänge noch einmal aufgezeigt. Dieser Reihe (Gewichte ♂♂ + ♀♀ n = 44, Cblgn. ♂♂ + ♀♀ n = 42), die die letzten Phasen des Zusammenbruches umfaßt, ist das Gesamtmaterial aus

noch intakten Populationen und zu gleicher Zeit gesammelt gegenübergestellt: (Gewichte ♂♂ + ♀♀ n = 170,
Cblgn. ♂♂ + ♀♀ n = 134)

| n | Material | 12-14 | 15-17 | 18-20 | 21-23 | 24-26 |
|-----|---|-------|-------|-------|-------|-------|
| 44 | Tempelberger Forst 27. 1.—26. 2. 56 Zusammenbruch | — | 6 | 30 | 7 | 1 |
| 170 | Intakte Populationen 13. 1.—6. 2. 56 | 2 | 55 | 82 | 29 | 2 |

Tab. 5: Gewichte (♂♂ + ♀♀) von Rötelmäusen in einer reduzierten und in intakten Populationen, Jan.—Febr. 1956.

| mm Cblg. | 21.2 | 21.5 | 21.8 | 22.1 | 22.4 | 22.7 | 23.0 | 23.3 | 23.6 | 23.9 | 24.2 | 24.5 | 24.8 | n |
|---|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|
| Tempelberger Forst 27. 1.—26. 2. 56 Zusammenbruch | — | — | — | — | — | 5 | 12 | 9 | 8 | 5 | 3 | — | — | 42 |
| Intakte Populationen 13. 1.—6. 2. 56 | — | — | 3 | 6 | 15 | 30 | 29 | 21 | 11 | 12 | 4 | 2 | 1 | 134 |

Tab. 6: Die Schädel­längen (♂♂ + ♀♀) intakter und in ihrem Bestande reduzierter Populationen.

Besonders auffällig sind hier die Verluste in den niedrigsten Klassen der Schädel­längenwerte bei allgemeiner Übereinstimmung der Variabilität mit den bereits herausgestellten Ergebnissen.

7. Die Alterszusammensetzung 1955—1956.

Geprüft wurden 472 Unterkiefer auf den Bewurzelungsgrad des M_1 :

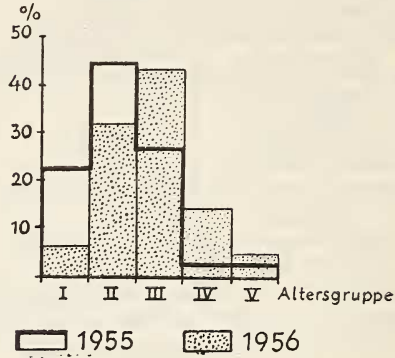
| Altersgruppe | I | II | III | IV | V | n |
|-------------------|------------|-------------|-------------|------------|-----------|-----|
| 1955, 1. 1.—1. 5. | 35 (22) | 73 (45) | 43 (27) | 5 (3) | 4 (3) | 160 |
| 1956, 1. 1.—1. 5. | 21 (7) | 101 (32) | 135 (43) | 45 (14) | 10 (4) | 312 |

Tab. 7: Bewurzelungsgrad des M_1 bei 472 Rötelmäusen einundderselben Lebensräume, gleicher Zeitabschnitte aber verschiedener Jahre.

Das Ergebnis ist überraschend: Ergab sich bisher erhöhter Rückgang der leichtesten (Gewichte!) und der kleinsten (Schädel­längen!) Tiere im Jahre 1956, so zeigt sich nun, daß es ebenso die jüngsten sind, die davon betroffen

wurden. Die Population ist in ihrer Gesamtheit älter als die des Vorjahres. Die Differenz der Mittelwerte beider Reihen ist signifikant.

Abb. 5: Variationspolygone der Molarenbewurzelung von 472 Rötelmäusen gleicher Lebensräume und Zeitabschnitte aber verschiedener Jahre.



Die Korrelationstafel stellt die Beziehungen zwischen Länge der Schädel und Bewurzelungsgrad des M_1 dar. Die Richtung der korrelativen Werte

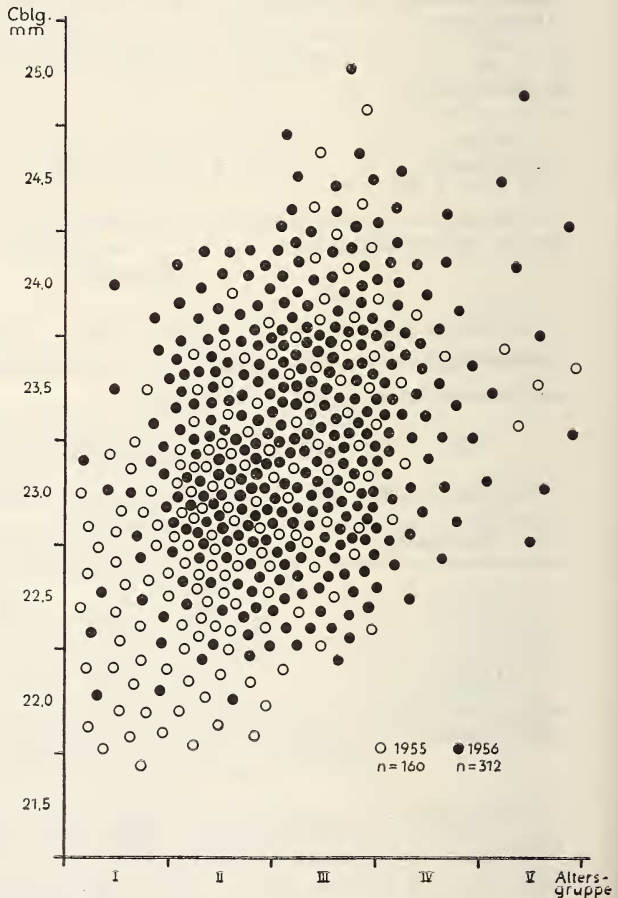


Abb. 6: Korrelationstafel der Schädelängen und Altersgruppen von 472 Rötelmäusen aus zwei Jahren verschiedener Bestandsdichte.

stimmt augenscheinlich für beide Jahre überein, die Verschiebung hat sich gleichsinnig vollzogen. Deutlich ist der geringere Anteil der kleinsten und jüngsten Tiere im zweiten Jahre wie das damit einhergehende verstärkte Auftreten größter und ältester. Noch schärfer treten diese Unterschiede heraus, wenn die Anzahlen für beide Jahre gleich wären.

Diskussion der Befunde.

Der für *Clethrionomys glareolus* hier aufgezeigte Vorgang der Verringerung des Anteiles kleinster Tiere und Erhöhung der Mittelwerte der Körpergröße infolge von Bestandsschwankungen ist uns bereits von *Microtus agrestis* (Chitty 1952) und *Microtus arvalis* (Zimmermann 1955) bekannt. Für die Feldmaus gibt Zimmermann (1955) folgende Erklärung: „Die sich hier andeutende Gesetzmäßigkeit — je höher die Siedlungsdichte, um so größer die mittlere Körperlänge — wird verständlich, wenn wir annehmen, daß die gleichen Außenfaktoren, die zum Anwachsen der Siedlungsdichte führen, auch dem Einzeltiere optimale Wachstumsmöglichkeiten geben.“

Wir sind zwar der Ansicht, daß sich bei aller Würdigung der Umweltkomponente diese Theorie gerade für die zyklischen Übervermehrungen kleiner Nager nicht halten lassen, setzt sie doch Außenfaktoren von übereinstimmend rhythmischem Verlaufe voraus. Solche Periodizitäten sind uns jedoch nicht bekannt. Für die Rötelmäuse, deren Bestandsschwankungen wenigstens vorläufig ja eine singuläre Erscheinung sind, muß die Zimmermannsche Hypothese jedoch aufs ernsteste erwogen werden. Es könnte durchaus so sein, daß die günstige Wetterlage des Sommers 1955 (reiche Niederschläge, optimales Nahrungsangebot, beste Deckung) die Voraussetzungen nicht nur für eine Bestandszunahme, sondern auch für beschleunigtes Wachstumstempo der Individuen geschaffen hätte. Damit wäre die Verringerung des Anteiles leichter, kleinster und jüngster Tiere, wie die Zunahme der mittleren Körpergröße aufs einfachste erklärt: Die gesamte Rötelmausbevölkerung müßte schneller aus den niedrigsten Klassengruppen heraus- und in höhere hineingewachsen sein!

Allerdings verlöre damit die Molarenbewurzelung ihren Charakter als absoluter Maßstab des Lebensalters, sind doch die jüngsten Tiere 1956 ebenfalls in überhohem Anteile verschwunden — ihre Molarenwurzeln wären also schneller gewachsen — wie sich auch die Altersentwicklung in der Gesamtheit beschleunigt vollzogen haben müßte. Vorgänge solcher Art sind wenig wahrscheinlich, jedoch helfen Meinungen aus diesem Widerstreite nicht heraus. Statt dessen seien weitere Befunde aufgeführt: Es werden nach ihrer Alterszusammensetzung die Populationen des Jahres 1956, in denen sich bereits ein Zusammenbruch vollzieht, den in ihrem Bestande noch intakten gegenübergestellt, zuerst die Population Tempelberger Forst (Abb. 1, 5) den übrigen aus dem gleichen Zeitraum (Januar—Februar 1956):

| Population | Zeitraum | Bestandsdichte | Fallenzahl | Zahl der gef. <i>Clethrionomys</i> | Anteil in % | Altersverteilung | | | | | |
|---------------------|-------------------|----------------|------------|------------------------------------|-------------|------------------|------------|------------|----------|---|--------------|
| | | | | | | I | II | III | IV | V | n |
| Tempelberg | 1.1. - 26.2. 1956 | reduziert | 484 | 55 | 11,4 | - | 29 (63) | 16 (35) | 1 (2) | - | 46 (100) |
| Übrige Populationen | 1.1. - 26.2. 1956 | intakt | 509 | 174 | 34,1 | 23 (17) | 81 (59) | 32 (23) | 2 (1) | - | 141 (100) |

Tab. 8: Alterszusammensetzung der Rötelmäuse in einer reduzierten Population und in intakten des gleichen Zeitraumes.

Auch ohne Nachweis der statistischen Realität, die als annähernd erbracht gelten kann, sind die Unterschiede in der Alterszusammensetzung beider Reihen überzeugend. Die jüngste Altersklasse fehlt der Zusammenbruchpopulation gänzlich! Die zeitliche Übereinstimmung läßt die Wirksamkeit von Außenfaktoren ausscheiden, sie hätten denn in einer Population das Wachstum beschleunigt, in den übrigen verzögert. So bleibt für das Verschwinden der jüngsten (leichtesten und kleinsten) Stücke in der Zusammenbruchpopulation nur die Wirksamkeit eines anderen Faktors übrig, eben der Selektion, die über Wettbewerb um Nahrung die Bestandsdichte eingeschränkt hat.

Das Gesamtmaterial aus dem April 1955 (Tab. 9) läßt gleichfalls eine andere Deutung nicht zu. Wieder sind die verminderten und die in ihrer Individuenzahl nicht eingeschränkten Populationen zusammengestellt. Die ersten umfassen acht Rötelmausbevolkerungen mit Fangprozenten unter 13 %, die letzten fünf mit Anteilen über 23 %. Zwischenglieder fehlen, es ist im April also eine deutliche Sonderung hinsichtlich der Bestandsdichten vorhanden. Die Anzahl der Fänge und die aufgewandte Fallenzahl lassen die Unterlagen als verlässlich erscheinen.

| Population | Anzahl | Zeitraum | Fallenzahl | Gef. Rötelmäuse | Anzahl in % | Altersklassen | | | | | |
|------------|--------|------------|------------|-----------------|-------------|---------------|----|-----|----|---|----|
| | | | | | | I | II | III | IV | V | n |
| Reduzierte | 8 | April 1956 | 553 | 47 | 8,5 | - | - | 12 | 27 | 7 | 46 |
| Intakte | 5 | April 1956 | 345 | 101 | 29,2 | - | 11 | 63 | 18 | 4 | 96 |

Tab. 9: Altersverteilung bei intakten und reduzierten Rötelmauspopulationen im April 1956.

Auch hier ist die statistische Realität als nahezu erbracht anzusehen ($D = 0,73$, $3 \sigma_D = 3 \cdot 0,25 = 0,75$).

Seit dem Januar (siehe Tab. 8) ist die Molarenbewurzelung stetig fortgeschritten, und die Populationen sind eine Altersgruppe aufgerückt. Dazu gesellt sich für die in ihrem Bestande verminderten eine Verschiebung in der Richtung, daß ihnen wieder die niedrigste Klasse fehlt. Auch hier wird niemand im Ernst an eine Sonderentwicklung im Sinne eines beschleunigten Wachstumstempos denken wollen. Es liegt vielmehr das tatsächliche Verschwinden eines wohl abgegrenzten Bevölkerungsanteiles vor, und — was als spezielles Ergebnis noch herauszuheben ist — die Bedeutung der Molarenbewurzelung als Alterskriterium bleibt bei dieser Sachlage unangetastet.

Ob es sich bei den vorangegangenen Analysen um die Untersuchung von Einzelpopulationen im Nebeneinander oder in zeitlicher Folge gehandelt hat oder um die Betrachtung des Gesamtmaterials, das Ergebnis blieb stets dasselbe, und wir halten uns für berechtigt, eine gemeinsame Ursache für die gleichen Vorgänge anzusetzen. Wir sehen sie in der Elimination der Schwächsten im Wettbewerb um Nahrung. Wenigstens grundsätzlich werden sich die drei Kategorien der leichtesten (Gewichte), kleinsten (Schädellängen) und jüngsten Tiere decken, den Ausschlag bei den Konkurrenzkämpfen der Rötelmäuse gab augenscheinlich allein die Überlegenheit des physisch Stärkeren. Die Verschiebung der Mittelwerte nach den hohen Extremwerten hin ist der Ausdruck dafür, daß sich die Kämpfe nicht nur innerhalb der niedrigsten Klassen, sondern in der gesamten Population abgespielt haben.

Nicht zu entscheiden ist vorläufig die Frage, ob eine Auslese nur von Phänotypen vor sich geht oder ob sich auch eine Änderung in der genetischen Zusammensetzung der Populationen vollzieht. Unbezweifelbar ist, daß Körpergröße zuletzt auf erblicher Grundlage beruht, und die Verteilung der Körpergrößenwerte in einer Population wenigstens im Prinzip der Zufallskurve entspricht. Ich halte es nun für wahrscheinlich, daß die Selektion, die die schwächsten Tiere eliminiert, damit auch die genetisch kleinwüchsigen Extremwerte der Körpergröße in vermehrtem Umfange erfassen müßte und daß sich nach diesem Modus — und bei der Schnelligkeit von Wurffolge und Heranwachsen bei kleinen Nagern wäre das durchaus denkbar — jene auffälligen Erscheinungen vollziehen, wie sie sich bei der Rötelmaus, und in ihrem Verlaufe besser bekannt bei der Feldmaus, in den zeitlichen Größenschwankungen der Körpergröße demonstrieren.

Auch bei der Erhöhung der Mittelwerte und dem vermehrten Auftreten hoher Extremwerte wären nach dieser Auffassung genetische Vorgänge wesentlich beteiligt. Der Zusammenbruch, das Zugrundegehen der großen

Tiere, von der Feldmaus uns genügend vertraut, wäre dann die Wirkung der Gegenselektion. Die Rötelmäuse haben uns diese Seite der Einschränkung der Variabilität, denn darum handelt es sich, noch nicht gezeigt. Die jahresweisen Schwankungen der Körpergröße weisen jedoch darauf hin, daß sie sich auch bei ihnen vollzieht.

Die aus der Bestandsdynamik resultierenden Größenschwankungen und Selektionserscheinungen haben evolutive Bedeutung natürlich nicht, auch dann nicht, wenn sie wesentlich auf genetischer Grundlage beruhen. Dazu gehörte mehr, nämlich eine gleichzeitige Änderung der Reproduktionsrate, wie die Orkney-Feldmäuse (*Microtus arvalis orcadensis*) das fertiggebracht haben. Bei ihnen ist zu ungewöhnlicher Körpergröße eine Verringerung der Wurfgröße (Leslie et. al. 1955) getreten.

Zusammenfassung

1. Von Bestandsrückgängen der Rötelmäuse, *Clethrionomys gl. glareolus*, im Jahre 1956 wurden die leichtesten, kleinsten und jüngsten Tiere in überhohen Anteilen erfaßt. Es wird nachgewiesen, daß hier natürliche Auslese im Wettbewerb um Nahrung vorliegt.
2. Untersucht wurden 719 Rötelmäuse aus der Umgebung von Fürstenwalde bei Berlin, 274 aus dem Jahre 1955, dem Zeitabschnitt vor Beginn der Auslesevorgänge, und 445 von 1956, gefangen während des Bevölkerungsrückganges oder kurz danach. Beide Serien sind nach einer Methode gesammelt, sie stammen aus den gleichen Monaten und überwiegend aus einunddenselben Lebensräumen, sie sind also gut vergleichbar.
3. Nur ein Stück der Gesamtreihe befindet sich im zweiten Winter seines Lebens. Der Anteil dieser Altersgruppe (Mindestalter 16 Monate) beträgt im Gesamtmaterial (Jan.—April, $n = 719$) nur noch 0,14 %. Ein weiteres Exemplar trägt das Jugendkleid (1. 4. 55), entstammt also einem Winterwurf. Wintervermehrung ist für *Clethrionomys* in Deutschland nahezu unbekannt.
4. Die Gewichte männlicher Rötelmäuse im Hochsommer (Vorjahrstiere) erreichen 34 g, Übergewichte der Weibchen (bis 37 g) gehen auf Gravidität und Laktation zurück.
5. Die Rötelmaus gehört zu der Gruppe kleiner Säugetiere, für die die auffällige Erscheinung der zeitlichen Größenschwankungen bekannt geworden ist. Es gibt Jahre, in denen nur eine Schädellänge bis 24,6 mm erreicht wird und andere, in denen die Schädel bis 25,5 mm messen.

6. Die Anfang Januar 1955 schon hohen Konzentrationen der Bestandsdichte erfuhren in der neuen Fortpflanzungsperiode eine weitere Kumulierung. Sie stiegen bis auf das Doppelte (Zahlenwerte statistisch real). Im Winter 1955/56 erfolgte ein Bestandsrückgang, der sich dadurch charakterisiert, daß er a) zwar enorme Bestandseinbußen zur Folge hatte, indessen durchaus nicht alle Populationen erfaßte, b) sich in den betroffenen zu verschiedener Zeit vollzog und c) in den beobachteten Fällen wetterunabhängig verlief.
7. Die Intensität der Rindenfraßschäden (vor allem Holunder, *Sambucus nigra*) steht in Beziehung zur Bestandsdichte: Je umfangreicher die Schäden, um so geringer die Fangergebnisse. Um so mehr Tiere waren also ursprünglich vorhanden gewesen, und um so höher liegt die Vernichtungsrate. Rindenfraß an Unterholz ist nicht der Ausdruck eines normalen Bedürfnisses der Rötelmäuse, sondern Kennzeichen des Notstandes der Populationen (Hunger).
8. Die Zusammenbrüche sind zurückzuführen auf Wettbewerb um die Nahrung bei überhoher Siedlungsdichte.
9. Erfasst wurden in überhohen Anteilen a) die leichtesten Tiere, nachgewiesen an den Gewichten der Reihen beider Jahre, b) die kleinsten Tiere, ermittelt an den Schädellängen, c) die jüngsten Tiere, untersucht an der Molarenbewurzelung des M_1 . Alle Unterschiede der Mittelwerte sind statistisch real. Die drei Kategorien decken sich im Prinzip.
10. Nicht nur das Verschwinden dieses wohlabgegrenzten Bevölkerungsanteiles liegt vor, sondern zugleich haben sich auch die Mittelwerte nach den hohen Extremwerten hin verschoben, die Rötelmäuse sind also im Mittel schwerer, größer und älter geworden.
11. Die Möglichkeit, daß die Unterschiede in der Variabilität beider Reihen auf Beschleunigung des Wachstumstempos im zweiten Jahre zurückzuführen sind, die Rötelmäuse 1956 also schneller aus den niedrigen Gewichts-, Größen- und Altersklassen heraus- und in höhere hineingewachsen wären, scheidet aus. Es liegt reales Zugrundegehen der niedrigsten Gruppen vor, Vernichtung der Schwächsten durch physische Überlegenheit der Stärkeren.
12. Die Bedeutung der Molarenbewurzelung als absolutes Alterskriterium wird von neuem erhärtet.
13. Es wird angenommen, daß an dem Zustandekommen der Gesetzmäßigkeit — je höher die Siedlungsdichte, um so höher die mittlere Körpergröße — genetische Vorgänge wesentlich beteiligt sind.

Schrifttum

- Chitty, D., 1952. — Mortality among voles (*Microtus agrestis*). — Philos. Transact. Roy. Soc. London B, 236.
- Koskina, T. V., 1955. — Methode zur Altersbestimmung von *Clethrionomys* und ein Versuch ihrer Anwendung. — Zool. J., 34, Lfg. 3.
- Leslie, P. H. et al., 1955. — The longevity and fertility of the Orkney vole, *Microtus orcadensis*. — Proc. zool. Soc. London 125.
- Miller, G. S., 1912. — Catalogue of the Mammals of Western Europe. — London.
- Prychodko, W., 1951. — Zur Variabilität der Rötelmaus, *Clethrionomys glareolus* in Bayern. — Zool. Jahrb. (Syst.) 80.
- Stein, G. H. W., 1951. — Populationsanalyt. Unters. am europ. Maulwurfe. II. Über zeitl. Größenschwankungen. — Zool. Jahrb. (Syst.) 79.
- Wasilewski, W., 1953. — Morphol. Unters. über *Clethrionomys gl. glareolus*. — Ann. Univ. M. C.—Skl. Lublin 7.
- Zimmermann, K., 1937. — Die märkische Rötelmaus. Analyse einer Population. — Märk. Tierw. 3.
- , 1950. — Die Randformen der mitteleurop. Wühlmäuse. — Syllegomena biologica — Wittenberg.
- , 1955. — Körpergröße und Bestandsdichte bei Feldmäusen (*Microtus arvalis*). — Zs. Säugetierk. 20.